

Stammesgeschichte und Verbreitung der Turbellariengruppe Temnocephalida

Boettger, Caesar R.

Veröffentlicht in:
Abhandlungen der Braunschweigischen
Wissenschaftlichen Gesellschaft Band 9, 1957, S.26-35



Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig

Stammesgeschichte und Verbreitung der Turbellariengruppe *Temnocephalida*

Von Caesar R. Boettger, Braunschweig

Die Temnocephaliden sind eine eng umrissene, auf das Süßwasser beschränkte Tiergruppe vom Wurmtyp, die auf anderen Tieren, meist auf decapoden Krebsen, lebt. Nachdem man sie zunächst wegen der spannerartigen Fortbewegung der beobachteten Arten für Egel (*Hirudinae*) gehalten hatte, erkannte R. A. PHILIPPI als erster die wahre Natur dieser Organismen als Vertreter von Würmern ohne Metamerie [15]. In der Folgezeit wurden die Temnocephaliden meist den Trematoden zugerechnet oder auch bald als besondere Gruppe zwischen diese und die Turbellarien gestellt. Mit der Zeit fand man jedoch immer mehr Übereinstimmungen mit den Turbellarien, so daß es nicht gerechtfertigt ist, sie von diesen systematisch zu trennen. Von den Trematoden unterscheiden sie sich durch den Besitz von Rhabditen-drüsen, durch den Bau der Haut und die teilweise erhalten gebliebene Bewimperung bei einzelnen Arten.

Unsere Kenntnisse über die Morphologie der Temnocephaliden haben 1933 E. BRESSLAU und E. REISINGER übersichtlich zusammengestellt [8]. Danach bestehen innerhalb der *Turbellaria* sicher die engsten Verwandtschaftsbeziehungen der Temnocephaliden zu den *Dalyellioidea*, und nach unserer gegenwärtigen Kenntnis dürfte es kaum mehr zweifelhaft sein, daß die Temnocephaliden von primitiven Vertretern der Dalyellioideen abzuleiten sind. Ich habe daher auch 1952 die *Temnocephalida* innerhalb der Turbellarien-Ordnung *Rhabdocoela* als Unterordnung hinter die Unterordnung der *Dalyellioidea* eingereiht [6, pag. 263]. Die Aufstellung einer besonderen Unterordnung erscheint immerhin durch die in Zusammenhang mit ihrer Lebensweise ausgebildeten Besonderheiten durchaus gerechtfertigt. An der Wurzel der *Temnocephalida* steht als besondere Familie die Gattung *Didymorchis* Haswell, die man früher den Dalyelliden zurechnete, bis E. BRESSLAU und E. REISINGER diese Tiere als typische Temnocephaliden erkannten, denen nur die Tentakel der übrigen Arten fehlen [8, pag. 295].

Die gut umrissene Rhabdocoelen-Unterordnung der *Temnocephalida*, von denen bisher 33 Arten bekannt sind, gliedern sich in 4 Familien, die sich schon äußerlich leicht an der Bildung der Tentakel unterscheiden lassen. Solche fehlen den *Didymorchidae* (Gattung *Didymorchis* Haswell). Die Familie *Scutariellidae* (Gattungen *Monodiscus* Plate, *Scutariella* Mrázek, *Caridinicola* Annandale)¹⁾ besitzt 2 Tentakel, die Familie *Temnocephalidae* (Gattungen

¹⁾ Inzwischen sind noch einige Gattungen subterranean, zu den *Scutariellidae* zu rechnender Arten auf der Balkanhalbinsel im Gebiet zwischen Slavonien und dem Skutari-See neu entdeckt worden, die binnen kurzem durch Herrn Dr. J. MATJAŠIĆ in Ljubljana (Laibach) beschrieben werden sollen. Dieser Hinweis erfolgt mit freundlicher Zustimmung von Herrn Dr. J. MATJAŠIĆ.

Temnomonticellia C. Pereira e R. Cuocolo, *Temnocephala* Blanchard, *Temnohaswellia* C. Pereira e R. Cuocolo, *Craniocephala* Monticelli, *Dactylocephala* Monticelli, *Craspedella* Haswell²⁾) 4 bis 12 kopfständige Tentakel. Die Familie *Actinodactylellidae* mit der einzigen bekannten Art *Actinodactylella blanchardi* Haswell ist mit 12 zipfelartigen, rund um den Körperrand ausgebildeten Tentakeln versehen, von denen 2 am Kopf stehen. Wie bei manchen anderen Rhabdocoelen-Gruppen ist auch bei den *Temnocephalida* die Tendenz einer Unterteilung des stets paarigen Hodens festzustellen. *Didymorchidae* und *Scutariellidae* haben ein noch nicht untergeteiltes Hodenpaar. Bei den *Temnocephalidae* sind 4 bis 12 Teilhoden festzustellen. *Actinodactylella* Haswell hat 4 Teilhoden wie *Temnocephala* Blanchard. In Zusammenhang mit ihrer Lebensweise auf anderen Tieren haben die *Temnocephalida* am Hinterende eine bauchständige Haftplatte ausgebildet, die zu einem muskulösen Haftnapf spezialisiert sein kann, jedoch offenbar nie die Struktur des Saugnapfes der Trematoden erreicht. *Caridinicola indica* Annandale hat 2 Haftgruben ausgebildet. Dieser hintere Haftapparat der *Temnocephaliden* wird am Vorderende durch die Tentakel ergänzt, die außer als Tast- auch als Haftorgane fungieren können. Allein *Actinodactylella* besitzt zwischen den beiden kopfständigen Tentakeln noch eine bauchständige Sauggrube.

Bemerkenswert sind die *Temnocephalida* nun wegen ihrer eigenartigen Bindung an gewisse Wirte und, damit zusammenhängend, wegen der auffälligen Art ihrer Verbreitung. Die kleinen, nur 0,1 bis 14 mm langen Würmer leben nämlich in der Natur stets auf anderen Tieren, denen sie in den meisten Fällen nicht schaden. Sie weiden als harmlose Epöken an der Oberfläche des Wirtes kleine Tiere ab, die sich dort angesiedelt haben, wie etwa Rotatorien, Anneliden, Crustaceen, manchmal wohl auch Protisten, ernähren sich also durch Fressen von Tieren, die sie überwältigen können; auch Kannibalismus kommt bei *Temnocephaliden* vor und ist mehrfach beobachtet worden. Die indischen Gattungen *Monodiscus* Plate und *Caridinicola* Annandale sollen besonders zahlreich in der Nähe der Mundwerkzeuge der als Wirte dienenden Atyiden zu finden sein, wo sie bevorzugt einer kommensal dort auf den Süßwassergarnelen vorkommenden *Rotifer*-Art nachstellen. Andere *Temnocephaliden* mögen durch ähnliche Ernährungsweise selbst zu Kommensalen ihrer Wirte geworden sein; sie nehmen außer ihrer ursprünglichen Nahrung in verschiedenem Ausmaß auch an derjenigen des Wirtes teil oder fressen Nahrungsabfälle. Eine andere Entwicklungsreihe dieser Würmer hat dahin geführt, daß sie ihre Wirte selbst an nicht gepanzerten Körperstellen angreifen. So ist die in Europa in der Kiemenhöhle der Süßwassergarnele *Atyaephyra desmaresti* (Millet) vorkommende *Scutariella didactyla* Mrázek [12] ein Parasit und ernährt sich von den Körpersäften seines Wirtes. Auch bei den ebenfalls zu den *Scutarielliden* gehörigen und auf Krebsen lebenden subterranean Arten der nordwestlichen Balkanhalbinsel handelt es sich nach Angabe von Herrn Dr. J. MATJAŠIĆ um Parasiten.

²⁾ Die von J. G. BAER für *Craspedella* Haswell, hauptsächlich auf Grund der am Hinterkörper ausgebildeten, krausenartig überstehenden Querfalten, aufgestellte besondere Familie [4, pag. 30] halte ich in Übereinstimmung mit E. BRESSLAU und E. REISINGER [8, pag. 308] nicht für berechtigt.

Die Bindung der *Temnocephaliden* an ihren Wirt ist also recht verschieden eng. Während *Scutariella* als Parasit ohne ihren Wirt offenbar nicht zu leben vermag, sind andere Arten in der Gefangenschaft in geeigneten Behältern ohne den Wirt leicht monatelang zu halten. Meines Erachtens ist das dann eine Frage des Auffindens der nötigen Menge von Beutetieren. Wenn diese in der Gefangenschaft dem Wurm reichlich geboten werden, so gedeiht er auch ohne Wirt. C. PEREIRA und R. CUOCOLO haben *Temnocephala brevicornis* Monticelli im Laboratorium ohne die der Art als Wirt dienenden Schildkröten gehalten und gezüchtet. Zunächst wurden die *Temnocephalen* mit Stücken von Tubificiden gefüttert, dann aber noch besser in Kulturen von Naididen gepflegt, welche kleinen Oligochaeten auch auf den Schildkröten vorkommen und dort von der genannten *Temnocephala*-Art ebenfalls gefressen werden [13, pag. 389—395]. So haben wohl die Vorfahren der *Temnocephalida* zunächst Tiere abgeweidet, die reichlich mit Beute besetzt waren, und sind so allmählich zu Epöken und Kommensalen, in den extremen Fällen sogar zu Parasiten geworden. Diesem Leben auf anderen Tieren hat sich diese Turbellarien-Gruppe dann soweit angepaßt, daß ihre Vertreter normal stets auf einem Wirt leben, an den sie auch ihre Eier ablegen und auf dem ihr gesamter Lebenszyklus abläuft.

Dennoch ist es auffällig, daß trotz der auf der Nahrungsbasis meist wenigen engen Bindung an den Wirt die *Temnocephaliden* in der Mehrzahl nur auf einer Wirtsart oder wenigen nahe verwandten Formen vorkommen. Offenbar hat sich der Wurm derart auf die Gestalt und die Lebensgewohnheiten des Wirtes eingestellt, daß es ihm schwerfällt, ohne diesen oder auf einem anderen Wirt sein Dasein zu fristen. Von den 33 bekanntgewordenen Arten von *Temnocephalida* leben nicht weniger als 20 auf Vertretern der *Parastacidae*, den geschwänzten Süßwasserkrebsen der Südhemisphäre. Darunter befinden sich sämtliche 3 beschriebenen Arten der Gattung *Didymorchis* Haswell, die schon durch das Fehlen der Tentakel und die in einer bestimmten Zone der Ventralseite noch vorhandene Bewimperung, doch auch durch ihre anatomischen Verhältnisse zweifellos die primitivsten Vertreter der Gruppe darstellen, aus denen sich die 3 anderen Familien offensichtlich unabhängig voneinander entwickelt haben. Es ist daher mit Bestimmtheit anzunehmen, daß die *Temnocephalida* zunächst Epöken und Kommensalen von Parastaciden wurden und daß sie erst später auf andere Tiere übergingen und dort zuletzt sogar zu Ektoparasiten wurden. Wenn man die geographische Verbreitung der *Temnocephalida* verfolgt, so stimmt sie für die Mehrzahl ihrer Arten auffällig mit der recht sonderbaren und charakteristischen der *Parastacidae* überein. Im gesamten Bereich dieser Krebse kommen *Temnocephaliden* vor, und nur wenige Gruppen gehen über das Areal der Parastaciden hinaus; sie haben dann allerdings stellenweise erneut weite Gebiete besiedelt. Letzteres ist eine in der Natur häufige Erscheinung, wenn trotz großer Wirtsspezifität doch einmal unter gewissen Umständen ein erfolgreicher Übergang auf einen anderen Wirt geglückt ist. Darauf soll noch näher eingegangen werden.

Zuerst aber muß die Verbreitung derjenigen Gattungen besprochen werden, die auf Parastaciden leben. Unter ihnen sind die *Didymorchidae* in der Gegenwart auf Neu-Seeland beschränkt. Doch müssen sie offenbar im Gebiet der

Parastaciden einst weiter verbreitet gewesen sein, weil sich die anderen Familien aus ihnen entwickelt haben. Auf Neu-Seeland kommt außerdem auch ein Vertreter der *Temnocephalidae* vor. Bei ihm, *Temnohaswellia novae-zealandiae* (Haswell), dessen anatomischer Bau durch M. L. FYFE eingehend untersucht worden ist [9], handelt es sich um die Art einer Gattung, die sich durch 6 kopfständige Tentakel von der nahe verwandten, doch weiter verbreiteten und mit 5 Tentakeln versehenen Gattung *Temnocephala* Blanchard unterscheidet. Es ist nun nicht verwunderlich, daß Angehörige dieser Familie auch in Südamerika vertreten sind, denn es ist hinreichend bekannt, welche enge faunistische Beziehungen zwischen Neu-Seeland und dem südlichen Teil Südamerikas bestehen; diese können nur durch Landverbindungen über die Antarktis zustande gekommen sein. Nicht allein zeigt die Landfauna von Neu-Seeland mit derjenigen im Südabschnitt Südamerikas Übereinstimmungen in zahlreichen Tiergruppen; auch bei der Süßwasserfauna ist das der Fall [5, pag. 1047—1048]. Unter letzterer ist das besonders bei der Süßwasser bewohnenden Muschelfamilie *Mutelidae* auffallend, die in beiden genannten Gebieten durch verwandte primitive Arten der Unterfamilie *Hyriinae* vertreten ist. Die zu den Basommatophoren gehörigen Süßwasserschnecken der *Chiliniidae* kommen auf Neu-Seeland in der Subfamilie *Latiinae* vor, in Südamerika in der Subfamilie *Chiliniinae*; sonst gibt es diese Familie nirgends. Das Vorkommen von *Parastacidae* und auch *Temnocephalidae* sowohl in Neu-Seeland als auch in Südamerika entspricht daher dem allgemeinen Faunenbild. Sämtliche südamerikanischen Vertreter der Familie gehören zu der Gattung *Temnocephala* Blanchard. Bemerkenswert ist aber, daß die südamerikanischen Arten sich größtenteils von dem Leben auf Parastaciden freigemacht und andere Wirte besiedelt haben. Die auf altem Archinotis-Gebiet lebende *Temnocephala chilensis* (Moquin-Tandon) findet sich zwar auf einer nicht näher bestimmten *Parastacus*-Art; doch lebt sie häufig auch auf der zu den *Galatheidea* gehörigen *Aeglea laevis* (Latreille). Auf letzterem Krebs kommt im südlichen Brasilien auch *Temnocephala axenos* Monticelli vor. Einige weitere südamerikanische *Temnocephalen* haben sich den dort häufigen Süßwasserkrabben aus der Familie *Potamonidae* angeschlossen. So kommt *Temnocephala microdactyla* Monticelli im Matto Grosso auf *Dilocarcinus orbicularis* (Menschen) und *Dilocarcinus pictus* (Milne-Edwards) vor. Der für die Art *Temnocephala lutzi* Monticelli aus dem Gebiet von São Paulo nur als „*Telphusa* sp.“ bezeichnete und nicht näher bestimmte Wirt konnte später als der zu den Potamoniden gehörige *Trichodactylus petropolitanus* Goeldi ermittelt werden [14, pag. 114—118]. Ebenfalls auf *Trichodactylus petropolitanus* Goeldi bei São Paulo fand man *Temnocephala travassosfilhoi* C. Pereira e R. Cuocolo, während die im Staat São Paulo nachgewiesene *Temnocephala lanei* C. Pereira e R. Cuocolo auf einer nicht artlich festgelegten *Trichodactylus*-Art entdeckt wurde. Doch auch auf Süßwassergarnelen konnten in Südamerika *Temnocephalen* festgestellt werden. So kommt die im La-Plata-Gebiet beheimatete *Temnocephala digitata* Monticelli auf der Garnele *Palaemonetes argentinus* Nobili vor.

Weitere südamerikanische *Temnocephala*-Arten haben das Leben auf Decapoden, sogar auf Krebsen überhaupt, aufgegeben und sich auf anderen

Tieren angesiedelt. So ist *Temnocephala brevicornis* Monticelli auf Schildkröten, und zwar auf *Hydromedusa*-Arten sowie auf *Mesoclemmys gibba* (Schweigg) und *Platemys radiolata* (Mikan), gefunden worden. Daß dieser Wurm jedoch nicht ausschließlich auf Schildkröten vorkommt, sondern sich auch noch auf decapoden Krebsen ansiedeln kann, folgt aus der Angabe von O. KRAUS, der für El Salvador ihn auf Süßwasserkrabben der Gattung *Pseudotelphusa* Saussure nachgewiesen hat [11]. Ferner wurde die brasilianische *Temnocephala jheringi* Haswell in der Mantelhöhle einer zunächst artlich nicht bestimmten streptoneuren Süßwasserschnecke der Gattung *Ampullarius* Montfort angetroffen. C. PEREIRA und R. CUOCOLO haben diesen Wurm bei *Ampullarius lineatus* (Spix) gefunden [14, pag. 112—114]. Doch bin ich der Ansicht, daß sich *Temnocephala jheringi* Haswell wohl kaum auf eine einzelne *Ampullarius*-Art spezialisiert haben dürfte, sondern wahrscheinlich auf mehreren Schneckenarten der genannten Gattung vorkommt, vielleicht beschränkt allein durch das Meiden allzu O₂-armer Gewässer, die manche Ampullarien noch besiedeln.

Das Überwechselln der Temnocephalen in Südamerika auf vielerlei andere Wassertiere hängt sicher damit zusammen, daß diese Würmer von der Archinotis, wo sie auf Parastaciden lebten, bei der Bildung des südamerikanischen Kontinents aus Teilen der Archinotis, eines Bruchstückes des alten Gondwana-Kontinents, nämlich des altbrasilianischen Blockes, und aus Landgebieten im Norden des späteren Südamerikas, die zum Teil zeitweise vorher Verbindungen mit Westindien hatten, weite Ausbreitungsmöglichkeiten erhielten und mit Wassertieren an ihren Biotopen zusammentrafen, mit denen sie bisher keinerlei Berührung hatten. Die Adaption an neue Wirte dürfte wohl in hohem Maß dazu beigetragen haben, daß die Temnocephalen so weitgehend Südamerika besetzen konnten. Daß die Würmer sich auch auf anderen decapoden Krebsen des Süßwassers ansiedelten, ist recht verständlich. Aber der Übergang auf Schildkröten und Schnecken muß immerhin zunächst befremdlich erscheinen. Meines Erachtens ist aber zu bedenken, daß die Temnocephalen doch ursprünglich Epöken sind, die von den auf ihren Wirten angesiedelten Kleintieren leben, nicht aber von dem Körper des Wirtes selbst. So mag die Hauptsache für die Würmer das Vorhandensein von Weidegründen sein, ferner Gelegenheiten für den Aufenthalt am Wirt und die Fortbewegung auf ihm; dagegen ist dessen systematische Stellung ziemlich bedeutungslos. Für den Wurm dürften also gepanzerte und beschalte Tiere geeignete Wirte sein, wie sie, außer in Krebsen, in Schildkröten und Schnecken das Süßwasser bewohnen; das Vorhandensein von Höhlungen am Wirtskörper ist außerdem wohl von Bedeutung. Diese Zusammenhänge sind bisher nicht beachtet worden.

Von Südamerika aus ist die Gattung *Temnocephala* Blanchard nach Bildung des gesamtamerikanischen Kontinents auch nach Zentralamerika vorgedrungen, bis nach Mexiko. Dort lebt *Temnocephala mexicana* Vayssiére auf dem zu den *Astacidae* gehörigen *Cambarus digueti* Bouvier. Mexiko ist das einzige Gebiet, wo ein Vertreter der ursprünglich auf den *Parastacidae* der Südhemisphäre lebenden *Temnocephalidae* sich auf einer Art der *Astacidae* der Nordhemisphäre angesiedelt hat, welche letztere Krebsfamilie nach meiner

Ansicht sich unabhängig von den Parastaciden aus marinen Ahnen entwickelt hat und von Ostasien ausgegangen sein dürfte.

Wie eine Reihe anderer Faunenelemente reichen die auf Neu-Seeland und im südlichen Südamerika vorkommenden *Parastacidae* und mit ihnen die *Temnocephalida* nach Australien und Tasmanien. In der australischen Fauna haben sich diese Würmer sogar besonders mannigfaltig spezialisiert. In Australien findet die bereits für Neu-Seeland angegebene Gattung *Temnohaswellia* C. Pereira e R. Cuocolo mit 6 kopfständigen Tentakeln sich in einer weiteren Art, *Temnohaswellia comes* (Haswell). Auch ist dort die weit verbreitete Gattung *Temnocephala* Blanchard mit 5 solchen Tentakeln in 6 Arten bekannt. Dagegen ist die Gattung *Temnomonticellia* C. Pereira e R. Cuocolo mit nur 4 ausgebildeten Kopftentakeln und einem Mittellappen auf Tasmanien beschränkt; sie lebt dort in 3 Arten. Ferner haben in Australien die *Temnocephalidae* noch die Gattung *Craspedella* Haswell hervorgebracht, und dort ist auch die Heimat der aberranten *Actinodactylella blanchardi* Haswell, die in eine besondere Familie zu stellen ist. Alle diese australischen Arten leben auf Parastaciden; allein *Temnocephala caeca* Haswell hat sich auf einer Isopoden-Art, auf *Phreatoicopsis terricola* Spencer et Hall, angesiedelt.

Auf Neu-Guinea kommen wohl Parastaciden vor; es dürfte Zufall sein, daß von dort noch keine auf ihnen lebende *Temnocephala*-Arten bekanntgeworden sind. Doch auf den Aru-Inseln, die in ihrer Fauna fast vollständig mit derjenigen des westlichen Teiles von Neu-Guinea übereinstimmen, ist *Temnocephala rouxi* Merton auf dem Parastaciden *Cheraps quadricarinatus* v. Martens gefunden worden. Auf Neu-Guinea hat sich aber auch ein etwas abweichender Vertreter der Familie *Temnocephalidae*, *Cranioccephala biroi* Monticelli, von den Parastaciden unabhängig gemacht und lebt auf der zu den *Grapsidae* gehörigen Art *Sesarma gracilipes* Milne-Edwards.

Über den die Faunengrenze zwischen Neu-Guinea und Indonesien bildenden Meeresarm zwischen den Aru- und den Kei-Inseln hinaus auf die indonesische Inselwelt erstreckt sich das Areal von *Temnocephala semperi* Weber in ein Gebiet, in dem in der Gegenwart keine Parastaciden leben. Diese *Temnocephala*-Art sitzt auf verschiedenen Arten von Süßwasserkrabben der Gattung *Potamon* Savigny; doch ist sie ferner an nicht näher bestimmten Süßwasserschnecken angetroffen worden (als var. *celebensis* Merton). Auch noch auf den Philippinen ist *Temnocephala* vertreten; dort stellte C. SEMPER auf Süßwasserkrabben, offenbar *Potamonidae*, solche Würmer fest, die er allerdings irrtümlich mit *Temnocephala chilensis* (Moquin-Tandon) in Verbindung brachte [17].

In zoogeographischer Beziehung beachtlich ist das Vorhandensein eines aberranten Vertreters der Parastaciden, der Gattung *Astacoides* Guérin, auf Madagaskar. Auf diesen Krebsen lebt eine besondere Gattung der *Temnocephalidae*, nämlich *Dactylocephala* Monticelli mit 12 Kopftentakeln in der Art *Dactylocephala madagascariensis* (Vayssière), deren Anatomie J. G. BAER besprochen hat [3]. Um das Vorkommen von Parastaciden auf Madagaskar zu erklären, hielt man sie für ein Faunenelement des ehemaligen Gondwana-Kontinents, welche Meinung auch T. ARLDT geäußert hat [2, pag. 110—111].

Diese Ansicht kann jedoch sicher nicht zutreffen, weil die Parastaciden auf Neu-Seeland vorkommen, wohin keine Gondwana-Elemente gelangt sind. Wäre die Annahme aber richtig, so müßten die Parastaciden und auch die auf ihnen lebenden *Temnocephaliden* in Afrika, dem Kernstück des alten Gondwana-Kontinents, vollständig ausgestorben sein, was kaum wahrscheinlich ist. Ich halte es für sicher, daß Parastaciden wie die entsprechenden *Temnocephaliden* in den Gewässern Afrikas niemals vorhanden waren. Ferner liegt in Südamerika der Schwerpunkt der Verbreitung der Parastaciden im Süden des Kontinents, also im alten Archinotis-Gebiet, nicht aber in dem brasilianischen Teil des Gondwana-Kontinents. Richtiger als T. ARLDT hat H. v. JHERING die Zusammenhänge der Verbreitung der Parastaciden erkannt, indem er sie von Südamerika über Neu-Seeland, Australien, Neu-Guinea bis nach Madagaskar annimmt [10, pag. 112—113]. Tatsächlich dürften die *Parastacidae* und auch die *Temnocephalidae* von Neu-Guinea über Indonesien und Indien auf die einstige Lemuris gelangt sein, deren hauptsächliches Reststück in der Gegenwart die Insel Madagaskar darstellt. Daß diese Annahme recht verständlich ist, zeigt das Vorkommen der auf diesen Krebsen lebenden *Temnocephalida* im Zwischengebiet, wo die Parastaciden fehlen. Westlich von Neu-Guinea, einschließlich der im Westen faunistisch dazugehörigen Inseln Waigeu, Misol und der Aru-Inseln, wo Parastaciden leben, kommt bekanntlich noch in der Gegenwart *Temnocephala semperi* Weber in Indonesien auf Potamoniden vor; sie dürfte auf diese Wirte übergegangen sein, als die Parastaciden erloschen. Weiter westlich in Südasiens kommen zwar auch keine *Temnocephalidae* mehr vor. Doch gibt es in Vorderindien in Vertretern der *Scutariellidae* immerhin in die Unterordnung *Temnocephalida* gehörige Arten, die sich offenbar unabhängig von den *Temnocephalidae* unmittelbar aus *Didymorphidae* entwickelt haben und dafür sprechen, daß einst außer *Temnocephalidae* auch *Parastacidae* dort vorhanden waren.

Der Übergang von Asien auf die Lemuris, die sich nordwärts ehemals über die Tschagos-Inseln, Malediven und Lakkadiven bis in das Hochland von Dekhan erstreckt hatte, erfolgte, als durch die Bildung von Vorderindien ein Landanschluß zustande kam. Der damals erfolgte Faunenaustausch muß recht beträchtlich gewesen sein [7]. Im Hinblick auf die hier zu besprechenden Tiergruppen ist es bemerkenswert, daß die Fauna des fließenden Wassers in den Lemuris-Gebieten weitgehend von Indien her beeinflußt ist, also offenbar Flüsse von Norden südwärts strömten und dadurch fremde Faunenelemente des Süßwassers passiv verfrachtet wurden, was bei nicht rasch aktiv beweglichen Landtieren in geringerem Maß der Fall war. So ist es eine beachtliche Tatsache, daß in der Gegenwart die Flußmuscheln Madagaskars zu den *Unionidae* gehören und sich eng an indische Gattungen anschließen. Andere Süßwassertiere zeigen ähnliche Verhältnisse, und es ist daher verständlich, daß auch die *Parastacidae* und mit ihnen die *Temnocephalidae* von Norden auf die Lemuris gelangten und nach deren Zerfall auf ihrem größten Reststück, der Insel Madagaskar, wie auch die indischen Typen der *Unionidae* bis jetzt erhalten geblieben sind.

Die in Indien bis in die Gegenwart vorkommenden *Temnocephalida* gehören also zur Familie *Scutariellidae*. Die bereits erwähnte Annahme einer

unabhängig von den *Temnocephalidae* erfolgten Ableitung der Scutarielliden aus primitiven Typen nach Art der *Didymorchidae* macht es wahrscheinlich, daß sie wohl im Gebiet ihrer gegenwärtigen südasiatischen Verbreitung erfolgt ist, denn es sind keinerlei Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß weiter im Süden Formen nach Art der *Scutariellidae* existierten. Als in dem Gebiet zwischen Neu-Guinea und der Lemuris die dort vermuteten Parastaciden erloschen, blieben diejenigen *Temnocephalida* bestehen, die bei der Abnahme ihrer ursprünglichen Wirte auf andere Tiere übergegangen waren. Die *Scutariellidae* haben sich auf das Vorkommen auf Süßwassergarnelen der Familie *Atyidae* eingestellt, auf denen sie noch in der Gegenwart bevorzugt vorkommen. Die ursprünglichste der lebenden Formen ist offenbar die Gattung *Monodiscus* Plate, die bisher nur auf Ceylon auf der Atyiden-Gattung *Caridina* Milne-Edwards nachgewiesen wurde [16]. Die Insel Ceylon gehörte allerdings einst zur Lemuris, beherbergt aber nur noch wenige Gondwana-Elemente (wie etwa einige Arten der Landschneckenfamilie *Acaudidae*), besitzt aber sonst eine ausgesprochen indische Fauna, was für die Süßwassertierwelt ausnahmslos zutrifft. Über ganz Indien, einschließlich Ceylon, ostwärts bis ins Brahmaputra-Gebiet nachgewiesen, ist die bekanntlich mit 2 distalen Haftgruben ausgestattete Gattung *Caridinicola* Annandale verbreitet; sie lebt auf verschiedenen Arten der Gattung *Caridina* Milne-Edwards [1; 16]. Durch ihren Anschluß an die *Atyidae* haben die *Scutariellidae* und damit auch die gesamte Unterordnung der *Temnocephalida* neue Möglichkeiten für eine Ausbreitung erlangt, die weit mehr als an anderen Stellen über das Areal der *Parastacidae* hinausreicht. So wurde *Scutariella didactyla* Mrázek weit von dem vermuteten Entstehungszentrum der Familie entfernt auf der Balkanhalbinsel am Skutari-See an der zu den Atyiden zu rechnenden *Atyaephyra desmaresti* (Millet) gefunden [12]. Der Wurm wurde auf derselben Garnelenart auch noch in dem nicht weit entfernten Ochrida-See angetroffen. Bei der Angabe von H. J. STAMMER über ein subterranes Vorkommen von *Scutariella didactyla* Mrázek auf der ebenfalls zu den Atyiden gehörigen Garnele *Troglocaris anophthalmus* (Kollar) (als *T. schmidtii* Dormitzer bezeichnet) im jugoslawischen Karstgebiet [18, pag. 265; 19, pag. 95] dürfte es sich jedoch nicht um die bereits bekannte Art, sondern wohl um eine der später von J. MATJAŠIĆ entdeckten subterranean Species gehandelt haben, die demnächst beschrieben werden. Der neuerliche Nachweis einer Anzahl von subterranean Scutarielliden in verschiedenen Gattungen deutet an, in welchem Ausmaß die *Temnocephalida* in dem ihnen ursprünglich fremden europäischen Faunengebiet heimisch geworden sind. Zoogeographisch erscheinen diese Zusammenhänge verständlich, da im Tertiär, beginnend schon im Eozän, die Beeinflussung des europäischen Faunengebietes von Südasien her erheblich war. Bemerkenswert ist, daß im Verlauf der geologischen Entwicklung Europas es zweifellos Perioden gegeben hat, in denen für die aus Südasien stammenden Faunenelemente ein Fortkommen schwierig war. Damit dürfte zusammenhängen, daß die Mehrzahl der auf der Balkanhalbinsel festgestellten Arten allein subterranean vorkommt und nur *Scutariella didactyla* Mrázek oberirdisch lebt. Auch die Bindung an die Wirte ist enger geworden, denn sämtliche europäischen Arten sind echte Parasiten. Ferner hat sich in Europa die Zahl der als Wirte in Betracht kommenden Krebsgruppen erneut vergrößert. Wäh-

rend in Indien die Scutarielliden allein auf Atyiden leben, sind gewisse subterrane Arten in Europa teilweise an Amphipoden (*Niphargus*) gefunden worden. Sicherlich ist das Vorkommen der eucavalen Scutarielliden nicht auf die jugoslawischen Karstgebiete beschränkt und das Auffinden weiterer Arten der im allgemeinen wenig auffallenden Tiere mindestens im östlichen Mittelerrangebiet zu erwarten. Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang auch, daß die auf der Balkanhalbinsel von Scutarielliden parasitierten Höhlengarnelen der Gattung *Troglocaris* Dormitzer in *Troglocaris kutaisiana* Sadovsky ostwärts noch in Transkaukasien vertreten sind. Ob bei dem über paläarktisches Gebiet erfolgten starken Faunenaustausch, der seit dem mittleren Tertiär zwischen Indien und dem tropischen Afrika stattfand, etwa Scutarielliden nach Afrika gelangt sind, ist nicht bekannt. Auf den afrikanischen Arten der Gattung *Caridina* Milne-Edwards sind Scutarielliden bisher nicht beobachtet worden, während doch indische Arten dieser Atyiden-Gattung sowohl *Monodiscus* Plate wie *Caridinicola* Annandale tragen.

Die von *Scutariella didactyla* Mrázek parasitierte Süßwassergarnele *Atyaephyra desmaresti* (Millet) hat übrigens in jüngster Zeit begonnen, von Westeuropa aus nach Deutschland hinein vorzudringen und bei uns heimisch zu werden. Auch in Niedersachsen ist sie aufgetreten und lebt im Mittellandkanal ostwärts bis nördlich Braunschweig. Ich habe die niedersächsischen Exemplare genau auf Parasiten hin überprüft, bisher jedoch keine Scutariellen auf ihnen gefunden. Möglicherweise stimmen die Anforderungen des Ektoparasiten an die Umwelt nicht vollständig mit denen des Wirtes überein, so daß er diesem nicht überallhin folgen kann. Nach den bisherigen Ermittlungen gehört daher *Scutariella didactyla* Mrázek nicht zur deutschen Fauna.

Literatur

- [1] ANNANDALE, N.: Fauna Symbiotica Indica. No. 4. *Caridinicola*, a new type of *Temnocephaloidea*. Rec. Indian Mus. Vol. VII. Calcutta 1912. pag. 243—252.
- [2] ARLDT, T.: Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. 2. Aufl. I. Bd. Berlin 1938.
- [3] BAER, J. G.: Contribution à l'étude des Temnocéphales: „*Dactylocephala madagascariensis*“ (Vayssière, 1892). Bull. Biolog. France Belgique. Tome LXIII. Paris 1929. pag. 540—561. Pl. XI—XII.
- [4] BAER, J. G.: Etude monographique du groupe des Temnocéphales. Bull. Biolog. France Belgique. Tome LXV. Paris 1931. pag. 1—57. Pl. I—V.
- [5] BOETTGER, C. R.: Die Verbreitung der Landschneckenfamilie „*Acavidae*“ und ihre Bedeutung. XII^e Congr. Internat. Zoologie, Lisbonne 1935. Compt. Rend. Vol. II. Lisboa 1936. pag. 1033—1050.
- [6] BOETTGER, C. R.: Die Stämme des Tierreichs in ihrer systematischen Gliederung. Abhandl. Braunschweig. Wissensch. Ges. Bd. IV. Braunschweig 1952. pag. 238—300.
- [7] BOETTGER, C. R.: Die Wirksamkeit der Straße von Mozambique als Faunenscheide. Die Naturwissenschaften. 40. Jahrg. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1953. pag. 43—44.
- [8] BRESSLAU, E., und REISINGER, E.: 6. Ordnung der Klasse Turbellaria: *Temnocephalida*. In W. KÜENTHAL: Handbuch der Zoologie. 2. Bd. I. Hälfte. Berlin u. Leipzig 1933. pag. 294—308, 319—320.
- [9] FYFE, M. L.: The Anatomy and Systematic Position of *Temnocephala novae-zealandiae* Haswell. Transact. and Proc. Roy. Soc. New Zealand. Vol. 72. Dunedin 1942. pag. 253—257, Pl. 21—22.
- [10] JHERING, H. v.: Die Geschichte des Atlantischen Ozeans. Jena 1927.
- [11] KRAUS, O.: *Temnocephala brevicornis* en El Salvador. Comunic. Instit. Tropic. Investig. Cient. Univers. El Salvador. Año III. No. 1. San Salvador 1954. pag. 19—20.

- [12] MRÁZEK, A.: Ein europäischer Vertreter der Gruppe *Temnocephaloidea*. Sitzungsber. Königl. Böhmisch. Ges. Wissensch. Mathem.-naturwiss. Cl. Jahrgang 1906. XXXVI. Prag 1907.
 - [13] PEREIRA, C., e CUOCOLO, R.: Contribuição para o conhecimento da morfologia, bionomia e ecologia de „*Temnocephala brevicornis* Monticelli, 1889“. Arq. Instit. Biolog. Vol. 11. São Paulo 1940. pag. 367—398. Estamp. 57—61.
 - [14] PEREIRA, C., e CUOCOLO, R.: Estudos sobre „*Temnocephalidae* Monticelli, 1899“, com estabelecimento de dois novos gêneros australianos e descrição de duas novas espécies neotrópicas. Arq. Instit. Biolog. Vol. 12. São Paulo 1941. pag. 101—127.
 - [15] PHILIPPI, R. A.: Über *Temnocephala chilensis*. Arch. Naturgesch. 36. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1870. pag. 35—40. Taf. I.
 - [16] PLATE, L.: Untersuchungen zur Fauna Ceylons nach den Sammlungen von L. PLATE. I. Über zwei ceylonische Temnocephaliden. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 51. Bd. Jena 1914. pag. 707—722. Taf. XVII—XVIII.
 - [17] SEMPER, C.: Zoologische Aphorismen. II. Über die Gattung *Temnocephala* Blanchard. Zeitschr. wiss. Zoolog. 22. Bd. Leipzig 1872. pag. 307—310. Taf. XXIII.
 - [18] STAMMER, H. J.: Einige seltene oder neue Höhlentiere. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Ges., 35. Jahresvers. Köln. Zoolog. Anz. 6. Suppl.-Bd. Leipzig 1933. pag. 263—266.
 - [19] STAMMER, H. J.: Untersuchungen über die Tierwelt der Karsthöhlengewässer. Verhandl. Internation. Vereinig. f. theor. u. angew. Limnologie. VII. Bd. Beograd 1935. pag. 92—99.
- Bei [4], [8], [9] und [14] Verzeichnisse der früheren Literatur über die Temnocephaliden.